

LA POSITION DE MADAGASCAR DANS LE DOUBLE PROBLÈME DU PEUPEMENT ANIMAL ET DES TRANSLATIONS CONTINENTALES

par Renaud PAULIAN *

INTRODUCTION.

- I. — Les données géologiques et géochronologiques absolues.
- II. — Les analyses mobilistes.
- III. — L'apport de la zoologie :
 - l'interprétation des répartitions constatées
 - les types de distributions demandées par les hypothèses mobilistes
 - A. — les formes malgaches à affinités australes
 - B. — les formes malgaches à affinités néotropicales
 - C. — les formes malgaches à affinités australo-néozélandaises
 - D. — les formes bipolaires
 - E. — essai d'interprétation des répartitions de type austral

IV. — CONCLUSION.

Résumé. — L'analyse du peuplement animal de Madagascar, si elle fait apparaître la survivance d'éléments archaïques, actuellement relégués sur l'une ou l'autre des extrémités méridionales du globe, ne met en évidence aucun élément dont la répartition fossile ou actuelle exige la mise en jeu des processus mobilistes. La faible importance numérique de ces éléments austraux, leur dispersion à travers les groupes zoologiques, ne permet pas d'y trouver un appui aux hypothèses mobilistes, pas plus qu'elles ne s'y opposent. Il convient cependant de souligner l'absence profonde d'affinités entre les Séchelles et Madagascar d'une part, le caractère récent des Mascareignes et le fait que leur faune ne saurait fournir un argument en faveur des distributions de type « lémurien » de l'autre.

Summary. — The survival of archaic elements in the Madagascar fauna, surviving at present in one or another southern ends of the world, despite its importance, offers no example whose fossil or present distribution can be explained only by reference to wegenerian-type systems.

The feeble numerical weight of these southern elements, their haphazard distribution through widely different zoological groups, deprives them of any value as proof of a wegenerian system, though they do not disprove this same system.

The deep differences in the faunas of Madagascar and the Seychelles Islands should be stressed; the recent character of the Mascarenes Islands deprives them of any value as element in a lemurian distribution chain.

* Recteur de l'Académie de Bordeaux.
29 Cours d'Albret
33000 — Bordeaux.

INTRODUCTION

La querelle des zoologistes mobilistes et antimobilistes a trouvé dans la région malgache (au sens des géographes) un terrain de choix.

En utilisant les mêmes documents, tirés du prodigieux essor de notre connaissance de la faune de la région de 1947 à 1961, des auteurs comme R. Jsannel et A. Vandel, d'une part, J. Millot de l'autre, se sont affrontés en un combat violent il y a une vingtaine d'années.

Pour les premiers, la réalité du Continent de Gondwana et de son morcellement ressort à l'évidence des travaux des zoologistes et ceux-ci permettent même de reconnaître des étapes précises dans les phases de destruction du continent initial, telle cette *Sudamadie* réunissant Madagascar à la partie méridionale de l'Afrique du Sud.

Pour les seconds, rien dans le peuplement de Madagascar n'exige le recours à l'hypothèse mobiliste ni ne concourt à l'appuyer.

Dans le domaine de la zoologie, la querelle mobiliste qui a rebondi pendant les années 1950-1960, a puisé le meilleur de ses arguments dans la faune malgache. Depuis cette période, les problèmes géophysiques ont pris le pas sur les problèmes biologiques dans l'analyse du mobilisme, ce qui satisfait à l'une des critiques les plus pertinentes formulées contre les thèses mobilistes. D'autre part, le point sensible du contentieux mobiliste s'est déplacé dans l'espace et se situe maintenant au niveau de l'Antarctide et des liaisons entre les diverses terres australes. Aussi redevient-il possible d'étudier avec plus de précision et moins de passion, en faisant appel aux recherches poursuivies depuis dix ans dans la région malgache, ce que la zoologie de l'Océan Indien Occidental apporte ou retire aux constructions mobilistes.

Dans ce qui suit, nous nous refuserons à toute discussion des faits paléogéographiques comme des mécanismes d'une éventuelle dérive et nous nous bornerons, après avoir exposé ces faits tels qu'ils sont actuellement présentés par les principaux partisans et adversaires de l'hypothèse mobiliste, à rechercher les exigences paléogéographiques que l'on peut dégager d'une connaissance de la faune du domaine insulaire de l'Océan Indien Occidental.

f. — LES DONNÉES GÉOLOGIQUES ET GÉOCHRONOLOGIQUES ABSOLUES

Bien que repris fréquemment dans les travaux récents, il semble indispensable de rappeler tout d'abord le cadre que nous offrent la géochronologie et la géologie stratigraphique. Les données disponibles sont encore incomplètes, elles permettent cependant de définir un certain nombre de situations.

Madagascar.

L'essentiel de la Grande île appartient à trois systèmes (du Vohibory, du Graphite, Androyen) antérieurs à 2.420 millions d'années. Ce vieux socle a été marqué, avant le permien, par des intrusions granitiques dont les plus récentes, celles de l'Andringitra, ont 550 millions d'années.

La dernière orogénèse ayant affecté Madagascar est antécambrienne ; depuis cette époque (Bosairie 1960) aucune tectonique tangentielle ne s'est manifestée ; ceci n'exclut pas l'intervention d'une tectonique verticale, fort importante, qui a abouti à la constitution d'un relief très jeune. Cette tectonique verticale est marquée par deux directions majeures dessinées par la grande fracture de la côte Est (N. 20° E) qui se retrouve en bien d'autres secteurs, et par les fractures limitant la Bemaraha (N. 20°W). L'Eocambrien est marqué à 485 millions d'années par la mise en place généralisée de pegmatites et de minéralisation à phlogopite-thorianite qui se retrouve très largement tout autour de Madagascar à la périphérie de l'Océan Indien. Signalons ici que les minéralisations de l'Androyen d'âges différents, font apparaître dans le sud est malgache d'étroites analogies géochimiques et pétrographiques avec celles de Ceylan et de Travancore.

Le socle affleure la mer à l'Est sauf là où il est bordé par des coulées crétacées ou par du Crétacé marin. Dans l'extrême Nord de l'île, une écharpe de karroo de l'Isalo vient jusqu'au littoral oriental.

Vers le Sud, le vieux socle est recouvert de formations récentes sans apparitions de formations secondaires.

Vers l'Ouest, les formations littorales, presque partout récentes, sont limitées en certains secteurs, vers le Canal de Mozambique, par du Miocène marin, ou remplacées par de l'Eocène ou de l'Oligocène marin. Dans le Sambirano, les formations du karroo atteignent la mer à la presqu'île d'Anpasindava ; le massif d'Ambre et le Bobaomby sont volcaniques, néogènes et quaternaires.

Vers l'intérieur, des dépôts de Jurassique et de Crétacé marin forment une bordure presque continue, flanquée dans le Sud d'une large écharpe d'Eocène et d'Oligocène marin, écharpe réapparaissant dans l'Ouest et dans toute la région de Majunga.

À l'intérieur des dépôts Crétacés et Jurassiques marins qui enserrnent des dépôts de Crétacé et de Jurassique continentaux, le système du karroo de l'Isalo forme une bande irrégulière mais continue, très élargie derrière le Cap Saint-André, où elle est marquée de coulées et d'intrusions crétacées. Rappelons que les formations du karroo montrent des intercalations marines fossilifères dont la plus ancienne, ouvrant le Canal de Mozambique au Permien moyen, amène une mer chaude à polyptiers sur les terres à *Glossopteris*. En contact direct avec les schistes cristallins, le plus ancien groupe du karroo, le groupe de la Sakoa, débute par un grand épisode glaciaire correspondant au Dwyka Sud-africain.

À partir du Permien moyen, si les données paléontologiques ne permettent pas de limiter avec précision l'évolution des rivages du Canal de Mozambique, du moins établissent-elles, pour le Permien au moins, l'évolution indépendante des faunes reptiliennes malgache (exclusivement formée de Sauropsidés) et sud-africaine (largement dominée par les Théropsidés). La séparation de fait est donc intervenue entre ces deux régions, ce qui n'exclut pas cependant « l'existence de liaisons continentales entre les deux pays » (Piveteau 1955) mais limite l'importance des ces liaisons.

Sans exagérer l'importance d'observations isolées, disons ici que les très rares fossiles d'Insectes permien de Madagascar (Paulian 1965) ne semblent pas montrer de parenté utilisable avec les faunes permiennes déjà décrites des États-Unis, de Russie et d'Australie.

Pendant l'Eotrias, la faune de Poissons d'Ambilobe n'a aucun équivalent — sauf en Angola — sur les terres gondwaniennes, mais se retrouve au Groenland et au Spitzberg. Les Poissons du Karroo africain sont d'eau douce, ceux d'Australie plus récents. Les affinités des Ammonites sont himalayennes, mais aussi avec l'Idaho et le Groenland. Toute cette période est marquée par des alternances de faciès continentaux et marins, d'eau peu profonde et chaude.

Au Jurassique, aussi, alternent, avec cependant une prédominance très nette des périodes marines, les sédiments continentaux et marins. Ces alternances se retrouvent aux Crétacés inférieur et moyen et jusqu'au Campanien où la transgression marine s'affirme et s'étend.

À partir du Campanien, les observations de surface et l'analyse des sondages pétroliers permettent de conclure à l'existence de formations continues, d'origine marine et de très fort développement vertical, sur le littoral du Canal de Mozambique, à travers tout le Tertiaire, jusqu'au Miocène inclus.

Les données paléontologiques peuvent ainsi se résumer comme suit :

La séparation entre Madagascar et l'Afrique continentale s'établit au Permien moyen. Par la suite, des variations du niveau de la mer ont été constatées le long du canal de Mozambique jusqu'au Campanien, après quoi la séparation semble totale et définitive.

La permanence des grands traits du Canal de Mozambique, considéré comme un géosynclinal dont la subsidence débuterait au Carbonifère tardif, et montrerait des variations plus ou moins localisées jusqu'au Campanien, s'appuie sur la présence, dans les laves des Comores, d'inclusions gréseuses (grès d'origine éolienne), d'un bloc de quartzite et de sables arkosiques dont certains d'origine granitique puisqu'ils renferment des microclines (Strong & Flower 1969). Ces éléments ont été arrachés au substrat initial des Comores par les éruptions volcaniques.

Au Pliocène, Madagascar est le siège d'une activité volcanique relativement intense marquée par des épisodes importants à 5, 3 MA et à 3, 2 MA dans l'Ankaratra et sans doute au Tsaratanana et à la montagne d'Ambre (G. Mottet, in litt. 11 octobre 1971). Un volcanisme quaternaire se manifeste à nouveau aux Comores.

La séparation de Madagascar et des terres situées plus à l'Est (Indes, Ceylan, Australie) ou avec le pont subantarctique, ne peut être datée avec précision et sa réalité même ne peut être déduite des seules données paléontologiques.

Vers le Sud, diverses recherches (Battistini 1964) permettent d'affirmer que le continent malgache a été plus étendu, mais sans que l'on puisse préciser beaucoup. Rien, cependant, ne justifie, semble-t-il, l'analyse de Jeannel et l'extension méridionale considérable qu'il attribue à Madagascar; la ligne de retombée brutale des fonds suivant, à assez faible distance, la ligne du littoral. Vers l'Est, une faille brutale isole Madagascar.

Île Maurice

Les éléments les plus anciens du socle mauricien sont mis en place au Pliocène ancien, entre 7, 8 et 6, 8 MA, en plusieurs fois. D'autres émissions volcaniques marquant les dates de 5 MA et de 3, 45 — 3 MA, sont à peu près contemporaines des formations volcaniques les plus récentes de l'Ankaratra et atteignent la fin du Pliocène. De nouvelles émissions de 2 MA et entre 0,7 et 0, 17 MA marquent le Pléistocène.

Île de la Réunion.

Les roches les plus anciennes ont 2 MA, une autre série date de 0,3 MA et le volcanisme est encore actif actuellement.

Île Rodrigues.

Les seules dates obtenues sont de 1,5 à 1,3 MA, les récifs coralliens soulevés (comme ceux de l'île Maurice) reposent sur basalte et sont pléistocènes. L'existence de bancs coralliens soulevés au Pléistocène indique l'existence de hauts-fonds dans la région, mais aucun indice ne permet de rattacher ces hauts-fonds à des terres émergées ou à une zone continentale. Ainsi les Mascareignes correspondent-elles à des créations très tardives qui n'ont pas leur place dans l'analyse des mouvements continentaux autour de l'Océan Indien.

II. — LES ANALYSES MOBILISTES

Il ne nous appartient pas ici, nous le répétons, de discuter des mécanismes divers ayant pu aboutir à des mouvements relatifs entre masses continentales. Nous ne retiendrons que les schémas généraux des divers auteurs, en faisant ressortir d'une part les positions relatives des parties avant leur séparation, d'autre part les dates proposées pour ces séparations. Il convient de rappeler que les études sur le thème mobiliste font essentiellement usage de données paléomagnétiques et des concordances pétrographiques, tectoniques ou géomorphologiques. Dans un premier système, celui défini par A. Wegener et retenu dans les travaux de nombreux auteurs dont R. Jeannel, le bloc Gondwanien s'est brisé entre Madagascar et le socle Indien à la fin du Crétacé. La séparation entre l'Afrique et Madagascar se situerait plus tard et la Sudamalie ne se serait rompue qu'à l'Oligocène.

Dans ce schéma, Madagascar accolé à l'Afrique au niveau du Tanganyika est contigu, dans sa région Nord-Est, à l'Inde qui porte Ceylan sur sa lace Sud-Est. Les terres antarctiques s'intercalaient entre l'Afrique du Sud, Madagascar et l'Australie qui vient au contact de l'Inde et de l'Insulinde.

Mais ce schéma présente de très importantes variantes. McElhinny (1970) estime que la séparation entre l'Inde et Madagascar se situe à la frontière mésozoïque-éocène, bien après la rupture de Madagascar et de l'Afrique. De plus les Seychelles seraient restées plus tardivement encore unies à Madagascar. Pour Smith et Hellam (1970), Madagascar aurait été, avant la dérive, très au Nord, contre la partie nord de la côte du Kenya, les Seychelles situées entre la Somalie et le Pakistan; Ceylan au Sud de Madagascar; le bloc australien complètement séparé de Madagascar par l'Inde et par l'Insulinde. Les séparations entre l'Afrique, l'Inde et Madagascar auraient été sensiblement synchrones, se situant entre le Crétacé Supérieur et le Campanien ou entre le Crétacé Supérieur et le Jurassique inférieur.

L'isolement afro-malgache serait seulement de peu plus récent que l'isolement de ses deux constituants et de l'Inde.

Ainsi, bien loin de fournir une base de réflexion simple, le recours aux hypothèses mobilisées nous pose des problèmes contradictoires. Notre analyse, pour être objective, doit s'attacher à vérifier si les données zoologiques, d'elles-mêmes, nous apportent des réponses claires et sans ambiguïté. Les questions posées sont simples :

Le peuplement ancien (mésozoïque) de Madagascar montre-t-il des éléments dont la distribution suppose un regroupement des masses continentales méridionales ?

Nous permet-il de dater les uns par rapport aux autres, les mouvements de ces masses et d'en dégager la succession ?

Dans cette approche, nous devons avoir présent à l'esprit le résultat de l'analyse des données géochronologiques relatives aux Mascareignes qui nous permet de confirmer la position prise, entre autres, par R. Paulian (1935, 1952, 1961) et par J. Millot (1952, 1953). Ne peuvent être étudiées, à propos de la dérive des continents, que les relations entre Madagascar, les Seychelles, l'Afrique du Sud-Est, l'Inde et l'Australie. Les arguments que R. Jeannel, A. Vandel et d'autres ont voulu tirer de la faune des Mascareignes sont sans objet ici, quel que soit leur intérêt dans l'absolu. En effet, les Mascareignes sont datées avec précision de la fin du Pliocène et du Pléistocène, bien après l'achèvement des grands mouvements wégériens.

Cette constatation est d'autant plus importante qu'elle nous oblige à accepter l'hypothèse d'une introduction accidentelle de certains éléments faunistiques, hautement spécialisés, et dont on avait voulu se servir pour appuyer l'hypothèse wégérienne. Citons simplement ici les Bembiidines endogées de la Réunion et de Maurice, mais aussi les genres *Nesosisyphus*, *Nesovinsonia*, *Rhyparius*, *Vinsonella*, etc., comme certains groupes d'*Anchomenini*, les *Cratopus* et tant d'autres Coléoptères. La présence à la Réunion d'un *Anillopsis* certain (Basilewsky 1971) représentant un genre érétaéc (Jeannel 1957) alors que l'île est de formation récente suffit à le montrer à l'évidence.

Toute distribution lémurienne englobant l'une ou l'autre des Mascareignes sera, de ce simple fait, suspecte. Elle montrera seulement :

- a) la parenté existant entre une forme orientale et une forme malgache ;
- b) l'ampleur des transports passifs qui ont amené cette forme jusqu'aux Mascareignes.

Nous nous retrouvons dans le cas classique : formes parentes représentées sur deux zones continentales séparées dont il nous faut déterminer — selon la méthode si finement élaborée par L. Brundin (1966) — si elles sont liées entre elles (et si elles furent de ce fait en continuité) ou si elles dérivent toutes deux d'une souche beaucoup plus lointaine et géographiquement aussi distante.

III. — L'APPORT DE LA ZOOLOGIE

Rappelons (Paulian 1961) que la faune malgache riche et originale se présente comme « archaïque, conservatrice, mais atteinte de façon très inégale d'une intense spéciation ». Cette faune est aujourd'hui une des mieux connues des faunes tropicales. Il est donc logique de confronter les conclusions et les hypothèses des géologues aux observations du zoologiste.

Comment utiliser les données de la Zoologie en les confrontant aux positions des géologues ? Constatons tout d'abord qu'en toute hypothèse, l'isolement relatif des diverses masses continentales était atteint à la fin du mésozoïque. Aussi serons nous amenés d'une part à conserver une place importante aux phénomènes de transports passifs qui ont seuls pu permettre, par exemple, le peuplement de ces terres pliocènes ou post-pliocènes que sont les Mascareignes, d'autre part, à porter l'étude sur les groupes plus anciens. Le matériel zoologique ne sera utilisable que si nous avons toute raison de lui attribuer un âge au moins mésozoïque.

Pour la faune malgache, les groupes répondant à cette exigence sont à rechercher chez les Reptiles, les Poissons et les Amphibiens et parmi les Invertébrés, chez les Crustacés, les Arachnides, les Myriapodes, les Insectes (pro parte). L'absence de toute faune ancienne de Mammifères et l'absence d'Onychophores actuels à Madagascar nous amènera à les laisser de côté.

Parmi les groupes isolés, une double exigence s'imposera.

— La première, que L. Brundin a récemment rappelée avec force et qui était à la base des recherches de R. Jeannel, est que le groupe considéré ait été l'objet d'une étude phylogénétique satisfaisante, étude s'inspirant des principes de W. Henning et utilisant l'opposition entre caractères plésiomorphes et caractères apomorphes, ainsi que la notion d'espèces-sœurs.

Disons tout de suite que cette exigence, dont l'importance ne saurait être surestimée, se heurte à une difficulté pratique immédiate : l'inégale connaissance des faunes tropicales. Elle a aussi un aspect dangereux. De ce qu'une filiation, par couples d'espèces-sœurs, peut être établie avec le matériel existant, on ne saurait sans abus manifester la conviction que cette filiation est la seule vraie. L'étude des caractères phylogénétiques est en continuelle révision et la distinction entre aponerphes et plésiomorphes, même si elle ressort d'une façon éclatante d'une analyse fine, peut être remise en question peu après. Les exemples abondent et de la part des meilleurs auteurs. L'un des plus redoutables dangers de l'emploi exclusif de la méthode phylogénétique tient au jeu des ajustements successifs et réciproques de la filiation et de la zoogéographie. Chaque nouvelle découverte dans l'un des domaines amène une évolution dans l'autre domaine, évolution destinée à vérifier le bien fondé du système en lui donnant au besoin le coup de pouce nécessaire, justifié par la « preuve » apportée par la conception initiale qui est ainsi, alternativement et selon les besoins, déduction ou preuve.

— La seconde est liée à la connaissance des aptitudes au transport et à l'indigénation. Le conflit, en la matière, entre les tenants des thèses opposées est très violent. Mais il ne semble pas que les « anti-transports » aient pu apporter d'arguments décisifs dans un débat dominé par des considérations affectives. L'étude de Leston (1957) montre en tous cas combien tout se passait comme si beaucoup de répartitions étaient commandées par le jeu dialectique de deux aptitudes, aptitude au transport / aptitude à l'indigénation : ces deux aptitudes pouvant, à leur tour, être à peu près toujours distinguées en actives ou passives ou, en d'autres termes, comme traduisant une spécialisation ou au contraire une absence de spécialisation. Si la démonstration de Leston est retenue, la dispersion accidentelle des espèces a joué un rôle très considérable, même si elle n'est pas le procédé de dispersion le plus important. Dans ces conditions, cette méthode de dispersion ne peut être écartée a priori et suppose une étude attentive des cas observés.

L'interprétation des répartitions constatées.

Les faits biogéographiques — en supposant l'étude phylogénétique correctement menée — se traduisent sur la carte par un certain nombre de types de répartition différant entre eux mais se présentant sous des formes plus ou moins achevées, plus ou moins parfaites. Ce serait une grave erreur de méthode que de s'en tenir aux seules expressions graphiques dont l'analyse serait aisée car toutes ont, au départ, le même poids.

Nous examinerons certains cas de répartition discontinue faisant apparaître de possibles relations faunistiques entre des terres de l'hémisphère austral actuellement largement séparées. Parmi ces cas, les uns sont fondés ou peuvent s'appuyer sur des documents paléontologiques, les autres sont limités à la répartition actuelle. Avant de les passer en revue, il convient de rappeler les conséquences que l'on peut attendre du jeu des hypothèses mobilistes, celles-ci étant nécessairement plus rigides — puisque constituant toujours un système cohérent — que ne le sont les hypothèses des fixistes faisant appel aux mouvements verticaux de l'écorce.

Les types de distribution demandés par les hypothèses mobilistes.

Les hypothèses mobilistes supposent qu'au cours du Mésozoïque, une faune propre aux terres gondwaniques se soit développée, distincte de celle du reste du globe. Des affinités particulières doivent marquer les faunes occupant actuellement les terres gondwaniques et ces affinités doivent être d'autant plus fortes que les terres ont été, par la suite, plus complètement isolées des autres régions du globe et protégées de l'immigration des formes plus récentes.

D'autre part et selon les hypothèses, la rupture Afrique-Madagascar a précédé la rupture Madagascar-Indes, en a été concomitante ou lui a fait suite. Mais, dans tous les cas, la séparation entre les

trois masses continentales a été achevée au Jurassique. Les affinités afro-malgaches devraient donc être d'importance sensiblement comparable et porter sur des groupes également anciens.

Peut-être faut-il ajouter que la nature même du couvert forestier malgache, l'importance de la plusisilvia, aurait dû favoriser les éléments orientaux au détriment des éléments africains.

Nous allons essayer d'examiner successivement les deux séries d'exigences en analysant d'abord la répartition des formes malgaches à affinités australes, sudaméricaines ou australiennes. Les formes à affinités sudafricaines sont un élément normal du peuplement malgache dans les deux systèmes : mobiliste et fixiste, puisque, pour tous deux, Madagascar s'est séparé de l'Afrique du Sud à la fin du Mésozoïque. Aussi, dans l'analyse qui suit, nous ne distinguerons pas entre les formes malgaches et les formes afro-malgaches.

A. — Les formes malgaches à affinités australes.

Nous rangeons ici des formes représentées, en dehors de Madagascar, sur deux au moins des zones australes : Amérique du Sud, Afrique du Sud, Australie — Nouvelle Zélande, conservant une appellation proposée antérieurement et ne préjugant pas de l'origine propre des espèces (Paulian 1957, 1961). Il apparaît aussitôt que des groupes assez marquants, si peu nombreux, présentent une telle répartition.

Notons cependant, tout d'abord, l'absence totale de Vertébrés présentant une répartition australe. La seule exception serait donnée par les Cheiroptères de la famille endémique des *Myzopodidae* apparentée à des formes néotropicales et, sans doute, néozélandaises. Mais l'ordre fournit, du fait de sa mobilité, un mauvais matériel zoogéographique. L'absence de Batraciens ou de Poissons à affinités australes semble en particulier remarquable.

Parmi les Invertébrés, nous pouvons citer :

Des Crustacés, les *Parastacidae*, avec le genre *Astacoides* à Madagascar et des genres endémiques en Amérique du Sud, en Australie, Tasmanie et Nouvelle Zélande. L'étude des parasites d'*Astacoides* serait du plus haut intérêt.

Des Araignées Mygalomorphes, les *Calathotarsinae* représentées au Chili, à Madagascar et en Australie. Nous évoquerons les *Archaea* à propos des Arthropodes de l'ambre.

Des Myriapodes, le genre *Paralamyctes* Poc. connu d'Afrique du Sud, d'Amérique du Sud, de Nouvelle Zélande et de Madagascar. Mais dans cette dernière région, le genre est représenté en partie par des espèces importées, en partie par des espèces apparemment endémiques. Et la capture, à plusieurs reprises, dans des stations d'altitude de l'Andringitra, et uniquement dans ce massif d'accès difficile, au-dessus de 2000 m., d'un autre Chilopode de grande taille d'origine sudafricaine, *Scutigera weberi* Silv., nous oblige à être très réservé sur l'endémisme des espèces de cet ordre.

Des Insectes assez variés :

Parmi les Diptères, les *Edwardsiinae*, sous-famille de Blépharocérides localisés à l'Amérique du Sud, l'Australie et Madagascar et représentant, avec le genre *Paulianina* Alex. la presque totalité des espèces malgaches. La répartition des Tipulides *Ctenolimnophila* du sous-genre *Campbellomyia* est identique. Le genre d'*Acroceridae* *Parahelle* Schlinger malgache s'apparente à des genres chiliens et néozélandais.

Parmi les Orthoptères, les *Henicidae* qui sont en plus africains.

Parmi les Hémiptères, le genre *Systeloderes* Blanch., d'Afrique, de Madagascar, d'Amérique du Sud et de Nouvelle Zélande.

L'un des cas les plus embarrassants est constitué par la répartition à dominante australe de groupes pénétrant très avant dans la zone tropicale nord. Certes les terres ainsi occupées ont souvent fait partie de la Gondwanie (cas des *Acavidae*) mais étant en continuité avec les terres holaretiques, elles ont aussi bien pu servir de voie de passage dans le sens Nord Sud.

B. — Les formes malgaches à affinités néotropicales.

Cette catégorie est en apparence relativement importante. Elle comprend des Reptiles, des Insectes et des Myriapodes, les *Spirostreptidae*.

Parmi les seconds, nous pouvons citer des Mantides (*Tisma* G. T. dont les affinités intéressent la biologie comme la morphologie); Phasmides *Pygirrhynchinae*, Ephéméroptères du groupe *Euthy-*

placia Eaton; Coléoptères (*Homalomorphus* Hust. et *Anaballus* Germ., des Curculionides, *Conopogaster* Fairm., des Cérambycides, Hydranénides primitifs à onze articles antennaires, plus terrestres qu'aquatiques à Madagascar); Lépidoptères (*Pseudocossus* Gaede).

Toutes ces formes étant inconnues à l'état fossile, nous ne pouvons que constater l'existence d'une parenté plus ou moins significative.

Les Reptiles, eux, vont nous apporter une information beaucoup plus riche grâce aux documents paléontologiques.

Trois groupes malgaches ont d'indiscutables affinités néo-tropicales sans équivalent ailleurs : les Chéloniens, les *Boidae* et les *Iguanidae*.

Nous pouvons reprendre ici les observations de Ch. P. Blanc (1971).

Les *Iguanidae* ne sont actuellement connus que de Madagascar (2 genres), de Mélanésie (1 genre monotypique) et d'Amérique tropicale (environ 50 genres dont 3 ou 4 aux Galapagos). Les formes malgaches peuvent être rapprochées des formes américaines peu évoluées mais différent profondément de la forme mélanésienne. La famille est connue à l'état fossile de l'Oligocène néarctique. Aucun fossile n'est connu d'Afrique ni d'Asie. Les *Iguanidae* malgaches, qui n'ont que des rapports assez éloignés avec les formes du Pacifique, des Galapagos et d'Amérique tropicale, ont des fossiles européens de l'Eocène et nord-américains de l'Oligocène.

Les deux genres malgaches de *Boidae* se rapprochent respectivement de deux genres américains, mais avec des traits plus primitifs qu'eux, ce qui en ferait plutôt un rameau parallèle. Un *Boidae* fossile est connu du Crétacé supérieur de Madagascar (*Madtsioia*); il est apparenté à des espèces du Paléocène de Patagonie. Un *Boidae* est connu de l'Eocène supérieur d'Afrique. Les deux *Boidae* de l'île Maurice sont très primitifs (plus encore que les *Madtsioia*); ils constituent donc un rameau ancien mais pourraient dériver d'une forme marine indépendante.

Les affinités néotropicales des Chéloniens marquent les Tortues géantes du genre *Testudo* L., d'une part, le genre *Erymnochelys* de l'autre. Les Tortues géantes sont connues à l'état fossile de l'Eocène d'Afrique — et sans doute de France et de l'Inde — et du Pléistocène à Madagascar et aux Mascareignes. Actuellement, les formes géantes ne survivent plus qu'à Aldabra d'une part, et aux Galapagos de l'autre; leur large extinction dans l'Ouest de l'Océan Indien coïncide avec l'arrivée des navigateurs européens dans la région. Il est frappant de constater que les espèces des Seychelles, d'Aldabra et de Madagascar appartiennent à un sous-genre encore représenté par une espèce malgache de taille moyenne et connu de l'Eocène du Fayoum, le sous-genre *Asterochelys* Gray, alors que les espèces éteintes des Mascareignes et actuelles des Galapagos appartiennent à un sous-genre *Cylindraspis* Fitz. beaucoup plus évolué.

La coupure taxonomique entre formes mascareignes et formes malgaches a ici sa pleine valeur et montre bien l'isolement du domaine mascareigne. N'oublions pas cependant, que l'origine pliocène des Mascareignes reporte à une date très tardive l'arrivée — ou les arrivées — des représentants de ce sous-genre à Maurice, Rodriguez et la Réunion et rend encore plus étonnante sa présence aux Galapagos. Les affinités néotropicales du genre malgache *Erymnochelys* sont connues depuis longtemps. Mais le genre américain *Podocnemis*, auquel on la rattache, est connu du Crétacé Supérieur d'Amérique du Nord, du Crétacé Supérieur récent de l'Amérique du Sud, de l'Eocène au Pléistocène en Afrique et de l'Eocène en Asie méridionale.

Les Dinosauriens nous apportent aussi un cas de parenté néotropicalité avec *Laplatosaurus* (*Titanosaurus*) *madagascariensis* Dep. du Crétacé Supérieur, proche d'une forme du Turonien-Sénonien de Patagonie. Mais d'autres formes du même groupe sont apparentées à des éléments africains, européens ou nord-américains. *Barasaurus* *besairiei* Piv. du Permien Supérieur malgache, proche d'*Owenetta* Broom d'Afrique du Sud et avec des parents en Europe et en Amérique du Nord; *Hovasaurus* Piv. proche de *Tangasaurus* Hughton à la même époque, bien que plus adapté à la vie aquatique.

C. — Les formes malgaches à affinités australo-néozelandaises.

Ces formes sont peu nombreuses; si les *Archaeidae* sont laissées de côté (c'est à dire si le genre *Mecysmauchenius* de Patagonie appartient bien à la même famille que les *Archaea*), on ne peut guère retenir ici que quelques groupes.

Parmi les Opilions, la sous-famille des *Triaenobuninae* dont les deux espèces malgaches n'ont d'affinités qu'austral-neozélandaises.

Parmi les Insectes, le genre de Jasside *Paulianiana* Evans du haut Ankaratra, n'a d'affinités connues qu'avec un genre néozélandais. Les Thysanoures du genre *Campodella* Silv. sont connus d'Australie et de Madagascar.

Un genre de Coléoptères Curculionides malgache, *Piazocaulus* Fairm. n'a d'affinités qu'avec les Leptosides australiens.

Les Plécoptères malgaches appartiennent tous aux *Protonemourinae* à étroites affinités sud-africaines et austral-neozélandaises. Il s'agit là, comme pour les *Triaenobuninae*, d'un groupe réellement primitif.

D. — Les formes bipolaires.

L'étude de la répartition des formes australes amène inévitablement à se pencher sur les répartitions bipolaires. De très nombreuses formes, en effet, ont actuellement une répartition australe tout en possédant quelques éléments dans l'hémisphère nord.

Nous pouvons citer ici :

Le Trichoptère *Paulianodes* Ross, endémique malgache, allié à des genres chiliens et holarctiques. Les Mégaloptères *Protosialis* v.d. Weese, malgache, sud-africain et mexicain et *Madachauliodes* Paul. aux parentés sud-africaines et angariennes. Les Coléoptères *Tenebrionidae* *Adelini* largement austral-neozélandais, retrouvés à Madagascar et dans l'hémisphère Nord. Les Coléoptères *Pythidae*, *Oedemiridae* et *Serropalpidae* en fourniraient d'autres exemples. Le genre *Austroniphargus* Monod, des Amphipodes a cette répartition.

Dans cette catégorie, nous avons cité en 1961 les Opilions. La répartition des *Triaenonychinae* est très significative. Plus de 50 % des espèces malgaches appartiennent à cette sous-famille et se répartissent en 12 genres. 25 genres sont connus d'Australie, de Tasmanie et de Nouvelle Zélande, avec une espèce de l'île Crozet ; 3 genres sont connus du Chili et de l'Ouest de l'Amérique du Nord ; 1 genre enfin est sud-africain.

Mais l'analyse des formes bipolaires n'a son plein sens que si nous n'oublions pas le cas de groupes et de genres nettement holarctiques mais possédant quelques espèces australes : ainsi les Trichoptères du genre *Wormaldia* M'Lachl.

Elle suppose aussi que nous pensions aux enseignements apportés par la faune de l'ambre de la Baltique.

Les fossiles oligocènes ont été relativement bien étudiés. Parmi les milliers d'espèces d'Arthropodes reconnues, certaines présentent une répartition actuelle totalement imprévue, localisée aux terres australes ou surtout représentée sur ces terres.

Nous pouvons citer :

Parmi les *Ichneumonoidea*, les *Megalynidae* connus par un genre de l'ambre, 2 genres monospécifiques en Afrique du Sud dont l'un (*Dinapsis* Waterst.) a 5 espèces à Madagascar, et un genre de 2 espèces en Insulinde.

Parmi les Rhynchophores de l'ambre, *Apion* (*Aspidapion*) *khnzoriani* Zherichin est sans parents paléarctiques mais est proche de *A. pamanzianum* Bég. Bill. de la région malgache. Les autres espèces décrites ne montrent pas d'affinités avec la région éthiopienne, mais sont apparentées aux formes australiennes (*Carsuccinicus* Voss, *Anchorthorhinus* Voss) et aux formes de *Naupactini* néo-tropicaux, ainsi qu'à des formes orientales et holarctiques.

Le Pausside de l'ambre montre seulement l'existence en Europe d'un représentant d'une faune tropicale qui ne survit plus, au nord de la Méditerranée, que dans des stations thermophiles localisées.

Enfin, l'*Archaea* de l'ambre appartient à une famille très spécialisée qui n'est représentée actuellement qu'à Madagascar (7 espèces d'*Archaea*), en Afrique du Sud (1 espèce retrouvée à Madagascar), en Australie (3 espèces en 2 genres dont le genre *Archaea*) et en Nouvelle Zélande (6 espèces en 3 genres dont le genre australien *Pararchaea*). Un genre de l'extrême Sud de l'Amérique du Sud appartiendrait peut être à la même famille mais diffère profondément des *Archaea*.

Il faut enfin rappeler l'existence des *Chiasognathinae*, Lucanides actuellement néotropicaux, mais avec des parents australiens et sudafricains connus, eux aussi, par une espèce de l'ambre de la Belgique.

E. — *Essai d'interprétation des répartitions de type austral.*

Nous venons de passer en revue les éléments à répartition typiquement austral. Il apparaît aussitôt que ces éléments sont relativement fort peu nombreux. Ils sont en particulier infiniment moins nombreux que ne le sont les éléments proprement éthiopiens.

Il n'y aurait là rien que d'assez normal puisque, d'une part les apports accidentels qui ont suivi l'isolement mésozoïque définitif de Madagascar, ont été normalement surtout d'origine éthiopienne du fait de la proximité dans l'espace. D'autre part, seule l'Afrique méridionale et à un moindre degré l'Inde, auraient été en contact direct avec Madagascar. Si la faune gondwanienne n'était pas homogène — et pourquoi l'aurait-elle été de façon absolue alors que le peuplement actuel des zones ex-gondwanienne ne l'est pas — Madagascar a dû recevoir plus d'éléments d'origine sudafricaine que des autres parties de la Gondwanie et c'est ce que R. Jeannel essaye d'expliquer avec la création d'une Sudamadie.

Mais la critique va beaucoup plus loin. Nous savons que l'introduction de nouveaux éléments faunistiques dans une faune de type continental se heurte à de sérieuses difficultés. Les exemples de l'Amérique du Sud, avec les mouvements de l'isthme panaméen, et de l'Australie, avec les jeux verticaux de la plate-forme des îles de la Sonde, montrent assez qu'une faune, même ancienne, résiste à des introductions d'origine étrangère. Nous savons que, passé le Campanien, les liaisons de Madagascar avec l'Afrique ont été précaires au point de ne permettre le passage que de très rares Mammifères, sans doute à de longs intervalles de temps.

On peut citer les *Neomyiinae*, les *Viverridae* (sauf *Viverricula* d'apport récent), les Insectivores peut-être dès le Miocène¹ peut-être même plus tôt; les Lémuriens vers l'Éocène ou l'Oligocène (époque où les *Adapidae* vivaient en Europe, en Patagonie et au Wyoming et les *Daubentonidae* en Europe et en Amérique du Nord. L'Hippopotame de Lemerle et le Crocodile nilotique probablement au Pléistocène. Le *Potamochoerus* sans doute avec les premiers navigateurs africains ou au Pléistocène. Des groupes entiers qui auraient pourtant trouvé des milieux hospitaliers : Ongulés, Insectivores, Rongeurs, Canidés, Félidés, etc., comme les Bufonidés parmi les Batraciens, et tant d'autres parmi les Reptiles, n'ont pas réussi à s'établir et à se maintenir.

Qu'observons nous en fait ?

Que les éléments dits austraux, apparaissent sporadiquement ici ou là. Qu'ils peuvent parfois, par le jeu d'une spéciation active, faire illusion sur leur importance (*Archaea*, *Trisaenonychinae*, *Edwardsininae*, Pléocoptères); mais que celle-ci, comparée à la faune du milieu occupé ou à l'ensemble du groupe malgache considéré, est toujours négligeable.

D'un immense intérêt zoologique, certes, ces éléments à affinités gondwanienne, qui devraient marquer de leur cachet la faune malgache, occuper de façon dominante au moins certains milieux, ne représentent que des exceptions, que des spécimens de musée. Ils ne donnent aucunement son caractère à la faune, contrairement à ce qui se est en Australie, en Nouvelle Zélande ou même au Chili; ils ne la marquent même pas autant qu'ils ne le font en Amérique tropicale. Dans aucun milieu, même dans les stations typiquement favorables à la survie d'espèces relictives : buttes montagneuses, grottes, sol, zones désertiques, nous ne trouvons aucun peuplement nettement influencé par des éléments gondwanien. Lorsque nous croyons constater une telle influence, les formes considérées comme telles ont, actuellement, une large distribution tropicale et rien ne permet d'affirmer qu'elles sont réellement gondwanienne.

1. La découverte en 1957 d'un *Geogale (G. alatria)* dans le Miocène inférieur du Kenya et le fait que cette espèce soit progressive par rapport à l'espèce malgache *G. aurita* nous donne une date possible d'arrivée. Le groupe est connu de l'Éocène et du Miocène des États-Unis et du Néogène inférieur de Patagonie. De même l'existence dans l'Aquitainien français d'une forme encroûlée du *Cryptoprocta* malgache, et d'un *Adapidia* connu du Pléistocène malgache, fournissent un indice, très ténu, il est vrai.

Ce qui vaut pour les divers milieux vaut, de la même manière, pour les divers groupes. Les éléments austraux apparaissent toujours comme des éléments isolés, accidentels, au milieu d'un ensemble plus largement pantropical, ou à répartition bipolaire.

Ainsi, les *Parastacidae* sont accompagnés de Crabes d'eau douce, d'*Atyidae* et de *Palaeonidae* mais pas de *Phreatoicidae*. Ainsi parmi les Scarabaeoidea, les *Belohiniinae* évoquent des formes primitives sudaméricaines, mais dans la même région, la super-famille renferme des éléments à affinités strictement sudafricaines (*Neomematium*), et des éléments propres aux zones sèches de l'Ancien et du Nouveau Monde mais absents d'Australie. Parmi les découvertes récentes dans ce groupe, citons (R. Petrovitz *in litt.* 11 nov. 1971) la capture dans la zone subdésertique malgache d'une espèce nouvelle et très spéciale de *Glaresis*. Il s'agit là d'un genre érémique connu d'Amérique méridionale et du Sud des U.S.A., d'Afrique du Sud-Ouest, de la zone désertique saharo-sindique.

Les deux seules exceptions pouvant nous retenir tiennent aux Plécoptères et aux *Triaenonychinae*. Mais nous avons signalé que les seconds présentaient une distribution bipolaire, ce qui leur enlève toute valeur démonstrative. Par contre, l'apparition d'un Tipulide isolé, ou d'un Jasside parmi des centaines d'autres, de 2 ou 3 Curculionides parmi des milliers, ne parviennent pas à donner à cette faune un caractère gondwanien.

N'est-il pas paradoxal de constater que des groupes d'origine éthiopienne, mais sans caractère austral, parvenus à Madagascar par voie accidentelle, y ont fait preuve d'une très active diversification donnant naissance à des dizaines de genres, à des dizaines, voire des centaines d'espèces, ont donc trouvé un milieu très largement déséquilibré, offrait aux nouveaux arrivants des niches écologiques inhabitées. Or, les éléments de la faune qui devaient, au Mésozoïque, constituer une faune équilibrée et qui occupaient tous les milieux naturels puisque leurs « survivants » se trouvent en altitude ou en plaine, en eaux stagnantes ou courantes, en pluvifera comme en forêt claire et dans le bush subaride, n'ont montré qu'une différenciation négligeable.

Les seuls groupes à tendance australe à avoir montré une intense spéciation, les *Canthonina*, fournissent un excellent exemple en la matière. En Afrique tropicale et du Sud, ils connaissent un véritable foisonnement de genres et d'espèces, mais il convient de remarquer que comme les *Phanaeina* et les *Pinotina*, ils sont à peine représentés au Chili. Leur répartition s'étend largement sur l'Amérique du Nord.

En Australie, tandis que les *Coptodactylina* remplacent les *Pinotina*, les *Canthonina* constituent un élément, à la fois diversifié par le nombre des espèces et présentant d'étonnantes adaptations morphologiques. L'importance quantitative reste néanmoins assez faible.

En Afrique, la sous-tribu est à peine représentée par quelques espèces d'Afrique Orientale, appartenant à des genres ou des groupes orientaux.

En Insulinde et en Inde, elle est représentée par un petit nombre de genres peu diversifiés.

À Madagascar, la sous-tribu connaît une expansion qui n'est comparable quantitativement qu'à celle constatée en Amérique tropicale. Si certaines des formes malgaches se rattachent à des types afro-orientaux, d'autres sont endémiques et hautement spécialisées. Mais cette expansion s'accompagne d'une diversification qui reste très inférieure à celle qui est constatée en Australie; elle s'exerce à un niveau nettement plus élémentaire.

L'analyse de la signification des répartitions constatées au regard des hypothèses mobilistes suppose que soient évoqués trois problèmes particuliers :

1. Importance comparée des affinités africaines et orientales pour la faune malgache.

Il est très difficile d'établir une comparaison quantitativement significative entre les éléments faunistiques malgaches d'origine mésozoïque d'affinités orientales et ceux d'affinités éthiopiennes. Très difficile parce que cela suppose la connaissance précise de l'origine mésozoïque des groupes considérés d'une part; parce que d'autre part, cela oblige à distinguer entre groupes actuellement éthiopiens ou orientaux mais qui ont occupé l'ensemble de l'espace indo-africain à un moment de leur histoire, et groupes réellement liés à l'une ou l'autre des deux régions comparées. Or l'information paléontologique est très incomplète. Aussi, malgré tous nos efforts, l'analyse ci-dessous reste-t-elle à la fois très subjective et très approximative.

Nous ne passerons en revue ici que quelques uns des groupes zoologiques, les seuls pour lesquels l'étude relativement récente des faunes voisines et l'étude de la faune malgache, permettent d'orienter les choix.

Parmi les Myriapodes, les Chilopodes, les Pénicillates montrent des affinités éthiopiennes bien plus nettes que les affinités orientales.

Il en va de même pour les Isopodes terrestres, pour les Opilions, les Aranéides, les Scorpions, les Uropyges, les Amblypygna.

Parmi les Insectes, les affinités orientales sont marquées chez les *Phasmidae* et les Orthoptéroïdes mais, même dans ces groupes, les affinités éthiopiennes restent plus nombreuses que les affinités orientales.

Parmi les Coléoptères, les affinités orientales sont exceptionnelles. Elles ne se rencontrent que de façon ponctuelle, surtout chez les Elaterides et les Carabiques. Elles paraissent un peu plus marquées chez les Psélaphides et les Seydménides, mais les recherches récentes en Afrique ont multiplié, dans ces groupes, les découvertes de formes considérées jusqu'ici comme à affinités orientales. Les déplacements de la zone de grande forêt équatoriale sur le continent africain au cours du tertiaire, opposée à l'apparente permanence de la même formation sur l'Insulinde, peut expliquer la réduction de l'importance relative de l'élément dit oriental en Afrique, cet élément étant largement localisé à la pluvialva. Le fort développement de cette formation à Madagascar favorise l'existence de formes relevant de cette écologie sur la Grande Ile.

D'autre part, et nous l'avons indiqué plus haut, le caractère particulier de beaucoup de répartitions dites lémurienne qui couvrent les Mascareignes, interdit d'y voir des éléments initialement indo-malgaches. Le présence sur les Mascareignes montre en effet l'aptitude à d'amples transports s'inscrivant depuis le Pliocène et ne permet pas de parler de distribution mésozoïque.

Seuls les Batraciens semblent présenter des affinités résolument orientales à Madagascar. Mais le renouvellement de la faune éthiopienne à partir de lignées récentes (Bufonides, etc.) moins marqué pour la faune orientale, limite la portée de ces affinités. On peut noter que les *Dyscophinae* sont ainsi indo-malgaches, comme l'est l'important genre *Rhacophorus*. Les affinités éthiopiennes restent cependant dominantes avec deux genres de Rhacophorides.

Derlington a déjà insisté à la fois sur la valeur et les limites d'utilisation de la répartition des Batraciens. Les *Brevicipitidae* nous en donnent un bon exemple. Des deux sous-familles malgaches, l'une, *Cophylinae* avec 8 genres et 21 espèces, montre une spéciation explosive ; l'autre, *Dyscophinae* se retrouve en Insulinde et en Chine Méridionale. Mais les *Melanobatracinae* de la même famille sont localisés dans les montagnes du Tanganyika et dans celles des états méridionaux du Travancore et de Cochinchine. L'absence de *Melanobatracinae* à Madagascar, qui a reçu de très ancien *Brevicipitidae* cependant, semble exclure une communication directe entre Inde, Madagascar et Afrique.

Finalement, rien ne permet, dans la faune, de considérer comme plausible le maintien de liaisons indo-malgaches, après la rupture des liaisons afro-malgaches. Tout, au contraire, semble s'y opposer.

2. Les lacunes « gondwaniennes » de la faune malgache.

Les rares documents, en grande partie encore inédits, sur l'entomofaune permienne malgache permettent tout au plus de reconnaître l'existence à cette époque de formes géantes sans parenté évidente avec les formes permienne de l'hémisphère nord. L'absence de documents exploitables au cours du Secondaire ne nous apporte aucune information.

Bien que la faune malgache actuelle soit, malgré tout, encore imparfaitement connue, il semble bien que les groupes les plus typiquement gondwaniens : Péripates, Phréstoïdes soient absents de Madagascar comme le sont les Lucenides Chiasognathines, les *Bolboceas*, les *Hepialidae* et tant d'autres.

Tout aussi remarquable est l'absence de Batraciens *Pipidae* connus d'Afrique et d'Amérique du Sud, celle des Dipneustes parmi les Poissons d'eau douce. Cette dernière absence est d'autant plus remarquable que l'ordre remonte au Dévonien moyen, est connu en Australie depuis le Crétacé supérieur, en Afrique et en Amérique du Sud de l'Oligocène et du Miocène.

Nous avons (1961) présenté la répartition gondwaniennne discontinuée de nombreuses formes.

On voudrait insister ici sur le fait que les lacunes malgaches de la faune gondwanienne sont d'autant plus remarquables :

- que la faune malgache est conservatrice ;
- que l'isolement malgache très ancien l'a maintenue relativement à l'abri d'invasions de formes progressives ;
- que l'extrême variété des habitats existants et le caractère relativement limité des fluctuations climatiques offraient un choix de stations et de niches écologiques suffisants pour la survie de tous les groupes.

Il est donc très tentant de penser que les lacunes signalées marquent l'absence de communications directes entre les terres dites gondwaniennes et Madagascar depuis la mise en place des groupes considérés.

3. — *Le problème des liaisons entre Madagascar et les Seychelles.*

La plupart des hypothèses mobilistes rattachent les Seychelles à Madagascar et considèrent que l'isolement des Seychelles a suivi, et non précédé, la séparation d'avec l'Afrique et l'Inde. La faune très réduite des Seychelles en rend l'analyse malaisée.

Ce sont sans doute les Batraciens, malgré leur faible développement, qui nous donnent les meilleurs indices. En effet, les Seychelles abritent 6 espèces d'*Hypogeophis* représentant les *Caeciliidae*, famille absente à Madagascar mais bien représentée tant en Afrique (sauf en Afrique Centrale) qu'en Asie tropicale. Il y vit également une sous-famille des *Sooglossinae*, endémique, appartenant à la famille des *Pelobatidae*, holarctique (peu répandue en Asie, absente de l'Inde, et orientale, mais absente de Madagascar et d'Afrique). Les plus anciens fossiles de *Pelobatinae* sont connus de Mongolie et d'Amérique du Nord à l'Oligocène.

Les groupes proprement malgaches manquent aux Seychelles au point qu'aucun des genres d'Insectes endémiques de Madagascar ne se retrouve, semble-t-il, aux Seychelles. Les endémiques seychellois n'ont aucune affinité avec les formes malgaches. Cela suffirait à établir une séparation totale, ou du moins extrêmement ancienne entre les Seychelles et Madagascar et semble exclure que les deux territoires aient formé un ensemble avec l'Afrique et l'Inde au Mésozoïque.

IV. — CONCLUSION

De ce qui précède, il est fort malaisé de dégager des conclusions assurées de rencontrer un accord unanime.

Deux éléments viennent en effet limiter la portée des observations faites :

a) tout d'abord la différence d'échelle entre les deux phénomènes que l'on veut rapprocher : les mouvements à grande échelle des masses continentales, d'une part, les particularités du peuplement animal de la Terre de l'autre. Si une hypothèse fondamentale de la Zoogéographie classique est que le peuplement animal actuel nous permet de retracer les frontières anciennes des mers et des masses continentales, si des zoologistes ou des botanistes comme R. Jeannel ou Croizat, ont exploité cette hypothèse jusqu'à ses plus extrêmes limites, des géologues comme Furon et des zoologistes comme J. Millot, ont montré combien la méthode était dangereuse et combien elle ignorait délibérément les vicissitudes complexes et souvent mal connues, et même inconnues, tant de l'écorce terrestre que de la vie des lignées animales.

Le souci d'appliquer le principe d'économie, dont il n'est pas certain pour autant qu'il soit toujours absolu, quoiqu'on puisse déduire de l'approche philosophique de J. Monod, nous impose de conserver sans cesse présent à l'esprit cette distance d'échelle entre les deux phénomènes rapprochés.

Rien, dans ce domaine, n'est plus grave que le raisonnement circulaire :

Tel groupe A a telle répartition qui s'explique, au mieux, par telle hypothèse paléogéographique. Cette hypothèse paléogéographique rend bien compte de la répartition du groupe B. La répartition du groupe B prouve donc que la répartition du groupe A a bien été déterminée par l'interprétation

paléogéographique retenue au départ comme explication possible de cette répartition. Donc l'hypothèse est une certitude.

b) l'absence de toute certitude théorique à la base des systèmes explicatifs. Les récentes et multiples variations des géophysiciens sur le thème fondamental de la dérive montrent assez que l'on est là dans le domaine des hypothèses enrichissantes, mais que toute certitude est exclue.

L'enrichissement apporté aux recherches zoologiques par la thèse nubiliste est indiscutable, ne serait-ce que par l'élan donné aux recherches dans les zones tropicales et australes (citons parmi ces efforts collectifs ceux de Gressitt et de ses collaborateurs dans le Pacifique, ceux de Delamare Deboutteville et Rappoport en Amérique Australe, ceux de J. Millot et de ses collaborateurs dans la région malgache) et par le renouveau des études taxonomiques entomologiques auxquelles s'attachent les noms de R. Jeannel et de Brundin.

Cet enrichissement montre la fécondité de la thèse, même si elle n'établit pas sa validité.

Un bon exemple de l'incertitude théorique dans laquelle nous nous trouvons, nous est donné par l'analyse du peuplement des îles.

La théorie classique oppose :

— les îles continentales, fragments détachés d'une masse continentale importante et possédant au départ une faune équilibrée riche et variée. Le jeu de la dérive génétique et de l'isolement a abouti à donner à ces îles une faune très diversifiée, dans laquelle subsistent des reliques archaïques disparues des terres d'origine.

— les îles océaniques, isolées depuis leur apparition, recevant leur faune à la suite d'introductions accidentelles et offrant des types de peuplement pauvre, déséquilibré et peu varié, dans lequel les éléments archaïques n'apparaissent pas.

L. Brundin défend encore cette conception en critiquant la théorie du fondateur et en affirmant que le rôle majeur dans la formation des espèces est joué par la rupture d'une aire géographique continue et non par l'introduction accidentelle dans un nouveau milieu.

Il nous semble que l'étude des divers domaines insulaires amène à des vues très différentes. Et tout d'abord, des îles océaniques (n'ayant jamais été liées à des masses continentales) telles les Canaries Occidentales ou les Mascareignes ont, de fait, une faune riche, variée et comportant des éléments archaïques indiscutables. Que cette faune soit, ou non, équilibrée, est difficile à dire car la notion d'équilibre suppose une étude approfondie des écosystèmes.

Mais surtout, l'évolution du peuplement, selon qu'il se trouve sur une île continentale ou sur une île océanique est profondément différente des schémas généralement proposés.

Dans une île continentale, l'échantillon de faune isolé présente au départ variété et richesse. Mais le nombre plus limité de milieux disponibles, l'impossibilité d'un renouvellement appréciable du stock génétique ou d'une réponse à des variations climatiques par des déplacements fauniques de grande amplitude, soumettent cet échantillon à une pression de sélection naturelle supérieure à celle d'un milieu continental de même étendue. Et la faune connaît un appauvrissement progressif et continu (bien que marqué parfois de crises brutales) ne laissant subsister que les formes les mieux adaptées à chaque milieu.

Dans une île océanique, le peuplement part d'une place vide qui reçoit un nombre limité d'introductions accidentelles. La faune se développant au départ avec une pression de sélection faible, l'île voit apparaître, et se conserver temporairement, un très grand nombre de mutations nouvelles qui, dans les faunes continentales, sont rapidement submergées lorsqu'elles ne sont pas éliminées par la sélection naturelle (c'est le cas de l'aptérisme insulaire p.e.). Ces mutations s'accompagnent d'une occupation de milieux inattendus qui, à son tour, autorise la survie de formes inadaptées au milieu initial. Cette occupation de niches vides offre à la dérive génétique la possibilité d'exploiter des isolats inattendus et favorise la spéciation.

D'autre part, la survie d'éléments introduits accidentellement peut favoriser des lignées éteintes dans les zones continentales et l'apparition de reliques archaïques. Par la suite, les divers milieux étant occupés, la sélection naturelle se renforce et élimine progressivement le plus grand nombre de formes apparues, ne laissant subsister — seuls survivants isolés et spécialisés d'un peuplement beaucoup plus homogène — que les formes les mieux adaptées à chaque milieu. Rien n'empêche donc qu'à plu-

sières phases de l'évolution historique, la composition de faunes insulaires d'origines opposées ne passe par les mêmes stades d'évolution. Rien ne permettra alors de fixer avec certitude l'origine de ces faunes, sauf des études de détail portant sur l'évolution de lignées particulières et sur leur comportement, ainsi que sur les écosystèmes eux-mêmes et sur la composition taxonomique de leurs faunes particulières.

BIBLIOGRAPHIE

- BASILEWSKY (P.), 1971. — Description d'un Bembidiine endogé nouveau de l'île de la Réunion. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 83, pp. 127-131.
- BATTISTINI (R.), 1964. — Étude géomorphologique de l'Extrême Sud de Madagascar, I. Paris, Cujas éd., 636 p., 180 fig.
- BATTISTINI (R.), 1970. — État des connaissances sur la géomorphologie de l'île Maurice. *Rev. Géogr. Madagascar*, 17, pp. 63-77, Cartes, bibl.
- BESABRE (H.) & COLLIGNON (M.), 1960. — Lexique stratigraphique international, IV, Afrique, 2, 190 p.
- BLANC (Ch. P.), 1971. — Les reptiles de Madagascar et des îles voisines. *Ann. Univ. Madagascar*, 8, pp. 95-178, figs.
- BROCK (A.), 1968. — Drifting and rifting : a comment on the tertiary rotation of Africa. *Nature*, Londres, 219, pp. 599-600.
- BRUNDT (L.), 1966. — Transantarctic relationships and their significance as evidenced by Chironomid midges. *Kungl. Sv. Vetenskap. Handl.*, Fjärde series, 11, pp. 1-472, 30 pl., figs.
- CONOÉ (B.) & JACQUEMIN (M.), 1962. — Diplopedes Pénicillates de Madagascar et des Mascareignes. *Rev. fr. Ent.*, 29, pp. 254-286, 12 fig.
- DARLINGTON (P. J.), 1957. — Zoogeography. N. Y. Wiley & Sons. 675 p., 80 fig.
- DARLINGTON (P. J.), 1964. — Drifting continents and late paleozoic geography. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 52, pp. 1084-1091, figs.
- DARLINGTON (P. J.), 1965. — Biogeography of the Southern End of the world. Harvard Univ. Press, 236 p., 38 fig.
- FOURMARIER (P.), 1967. — Le problème de la dérive des continents. *Ac. R. Sc. Belgique, Cl. Sc. Mém.*, 17, 2, pp. 1-318, 47 fig.
- GILBERT SMITH (A.) & HALLAM (A.), 1970. — The fit of southern continents. *Nature*, Londres, 225, p. 139.
- GIRDLER (R. W.), 1968. — Drifting and rifting of Africa. *Nature*, Londres, 219, p. 600.
- HEDQVIST (K. J.), 1967. — Notes on Megalyridae Hym. Ichneumonicoidea and description of new species from Madagascar. *Ann. Soc. ent. France*, (n. s.) 3, pp. 239-246, figs.
- JEANNEL (R.), 1942. — La genèse des faunes terrestres. P.U.F. Paris, 514 p., 8 pl.
- JEANNEL (R.), 1957. — Révision des Bembidiides endogés d'Afrique et de Madagascar. *Ann. Mus. R. Congo Belge*, Tervuren, in 8, *Sc. Zool.*, 52, pp. 1-68.
- JEANNEL (R.), 1963. — Monographie des Anillini (Bembidiides endogés). *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, n.s., *Zool.*, 28, pp. 33-204.
- JEANNEL (R.), 1965. — Biogéographie des terres australes de l'Océan Indien. *Rev. fr. Ent.*, 31, pp. 319-417, figs.
- LAWRENCE (R. F.), 1959. — Faune de Madagascar, IX, Opilions, 121 p., 35 fig., Tananarive.
- LAWRENCE (R. F.), 1960. — Faune de Madagascar, XII, Chilopodes, 123 p., 35 fig., Tananarive.
- LEGENBRE (R.) & CASSAGNE-MEJEAN (F.), 1968. — Le problème de l'existence du continent gondwanien vu par les zoologistes (certitudes et incertitudes). *Ann. Soc. hortic. hist. nat. Héroult*, 46 p., bibl.
- LESTON (D.), 1957. — Spread potential and the colonization of islands. *Syst. Zool.*, 6, pp. 41-46.
- MAC ARTHUR (R.) & WILSON (E. O.), 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 203 p., 60 fig.
- Mc ELHINNY (M. W.), 1970. — Formation of the Indian Ocean. *Nature*, Londres, 228 pp. 977-979, figs.

- MILLOT (J.), 1948. — Revue générale des Arachnides malgaches. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, A I, pp. 137-155.
- MILLOT (J.), 1953. — La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, A VIII, pp. 1-36.
- MILLOT (J.), 1953. — Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la Biogéographie classique. *Ann. Sc. Nat., Zool.* (2^e) 15, pp. 185-219.
- MILLOT (J.), 1957. — La Zoologie et le mythe gondwanien. *C. R. 3^e Congrès PIOSA*, Tananarive, B, pp. 27-31.
- PAULIAN (R.), 1956. — Coleoptera Lamellicornis Scaerbaeidae Scarabaeini et Aphodiini de Madagascar. *Bull. Acad. Malg.*, 18, pp. 124-144, 2 pl.
- PAULIAN (R.), 1957. — Les éléments austraux dans le peuplement entomologique de Madagascar. *C. R. 3^e Congrès PIOSA*, Tananarive, B, pp. 51-57.
- PAULIAN (R.), 1961. — La Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Tananarive, 485 p., 22 pl., figs., cartes.
- PAULIAN (R.), 1965. — Découverte d'une faune entomologique permienne à Madagascar. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 260, pp. 4028-4030, figs.
- ROYBE (P.) & SCHMUNCKE (H. U.), 1968. — Contrasting origins of the Eastern and Western Islands of the Canarian Archipelago. *Nature*, Londres, 218, pp. 1152-1153.
- STRONG & FLOWEN, 1969. — *Earth Planet Sci. Lett.*, 7, p. 47.
- ZEMICHIN (V. V.), 1971. — The zoogeographical relationships of Baltic amber Rhynchophora (excluding Scolytidae). *Proc. XIII th Intern. Congr. Entom. Moscow*, I, pp. 322-323.

DISCUSSION

Intervention du Professeur R. Hoffstetter.

Je félicite M. Paulian pour l'objectivité et la prudence de son exposé. Le problème de l'ouverture de l'Océan Indien est complexe et n'a pas encore reçu l'accord des spécialistes, malgré de nombreux travaux dont ceux de McElhinny, McKenzie, et Sclater. De grosses divergences subsistent entre les cartes paléogéographiques proposées par les géophysiciens et les indications paléontologiques concernant les faunes terrestres. Et Madagascar, tout particulièrement, pose une série d'énigmes. L'absence totale de Thérapsides (Reptiles mammaliens) dans son Permo-Trias n'est guère compatible avec l'étroite inclusion de Madagascar dans un supercontinent gondwanien encore indivis (voir cartes de Dietz & Holden 1970 et, dans ce colloque, la fig. 5 de la communication de Colbert). L'histoire de la faune actuelle est difficilement compréhensible, les ascendants de celle-ci n'étant pratiquement pas connus avant le Pléistocène. On connaît les problèmes posés par les Iguanidés et les « Boïnés », dont les répartitions géographiques, bien que presque identiques, ne peuvent cependant relever d'une même explication (en effet, si les Iguanidés apparaissent primitifs par rapport aux Agamidés, au contraire les « Boïnés » sont évidemment dérivés de Pythoninés). La localisation des Bolyrinés aux Mascareignes est particulièrement étrange si, comme le précise M. Paulian, ces îles sont de formation récente. Parmi les Insectivores, les Zalambdodontes de Madagascar, d'Afrique et des Antilles ont donné lieu à bien des hypothèses interprétatives (voir McDowell, Van Valen et Thenius, parmi les travaux récents) : le débat ne pourra être repris avec fruits qu'après la découverte de fossiles permettant de savoir, dans les divers cas, si la zalambdodontie est un état primitif ou une simplification secondaire. Le Cryptoprocte restera lui aussi objet de discussion tant qu'on ne connaîtra pas ses ancêtres. Enfin, nous ne savons pas encore quand, d'où, et à quel « grade » sont arrivés les Lémuriens malgaches, dont on connaît de proches parents (Adapidés incl. Notharctinés) dans l'Éocène de la Laurasia, tandis que l'Afrique (depuis le Miocène) n'a encore livré que des Lorisidés (également présents dans la faune sud-asiatique actuelle) dont la structure otique particulière indique une séparation très ancienne à partir du tronc commun des Lémuriformes.